云 南 植 物 研 究 1988，10（2）：201—204
Acta Botanica Yunnanica

北美红杉起源的时间和地点的探讨*

李林初

（复旦大学生物系，上海）

摘要 根据笔者认为的北美红杉的亲本可能是分别以水杉、巨杉为直接后裔或留下近缘的水杉属和巨杉属的二个古代种及Florin的古植物学资料，本文推测北美红杉这个 AAAABB同源异源多倍体（autoallopolyploid）杂交起源的时间和地点有三种可能：（1）中新世的美国西部（以俄勒冈州及其附近为中心）；（2）古新世的格陵兰岛西海岸；（3）晚白垩纪的美国中西部（包括怀俄明州、科罗拉多州）。其中第一个推测的可能性更大。

关键词 北美红杉；同源异源多倍体；起源

在Lawson(1904)[1]率先对北美红杉（*Sequoia sempervirens*，以下简称红杉）进行染色体观察的四十多年期间，唯 Hirayoshi & Nakamura (1943)[2] 和 Yasui (1946)[3]确定了 2n＝66。Stebbins (1948)[4] 也得到同样的计数并认为它可能是同源异源多倍体(autoallopolyploid)AAAABB，同时提出以水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）为直接后裔的一个古代水杉属（*Metasequoia*）植物是它的一个亲本而另一个亲本已经灭绝。但笔者[5]在Saylor & Simons (1971)[6] 认为红杉是同源异源多倍体的基础上比较了杉科（Taxodiaceae）各属植物的核型后，首次提出红杉这个裸子植物中唯一倍性最高的自然多倍体[4，7]可能杂交起源于分别以水杉和巨杉（*Sequoiadendron giganteum*）为直接后裔或留下的近缘的水杉属和巨杉属(*Sequoiadendron*)的二个古代亲本种。这个结论还得到形态学的支持[8]。如果确是这样的话，那末能否进一步探讨红杉是在什么地质时期和什么地点杂交形成的呢？这是一个饶为有趣而极有意义的空白课题，现讨论如下。

Stebbins (1957)[9]指出，“如果有两个二倍种，或染色体数目较低的种，被证明为某一异源多倍体的祖先，而这两个二倍种现在的分布区已经彼此相距很远，那就不得不承认在过去某个地质年代中它们的分布区与现在不同，它们在过去必定是同地生长的，因为只有如此才能杂交而形成多倍体。从这一点出发，再加上该种所在地区的地质历史与化石区系，常能为这些杂交的发生时间和地点作出重要推断。”笔者拟根据这一理论来寻觅红杉杂交形成的时间和地点。

目前我们还无法知道红杉具体的水杉属和巨杉属古代亲本种，因此推断发生杂交的

1986-12-11收稿

*国家自然科学基金资助项目

时间和地点只能从水杉属和巨杉属这二个亲本属的资料出发。按照Stebbins的上述思想，作为可能是红杉亲本种的直接后裔或留下的近缘的水杉和巨杉，虽然现在的分布区（东亚和北美）彼此相距很远，但亲本种所在的水杉属和巨杉属在过去某个地质年代必定同地生长。从Florin（1963）[10]的资料（Fig. 28, 29, 30）来看，红杉的一个可能亲本属巨杉属的“典型”化石存在于美国西部紧挨巨杉现代分布区的俄勒冈州、加利福尼亚州、内华达州区域的中新世(Miocene)、上新世（Pliocene）地层（图1－1），而红杉的另一个可能亲本属水杉属在这个区域和地质时期的化石仅见于俄勒冈州、华盛顿州地区的中新世地层（图1－2）。因此笔者推论，二个古代亲本种共存而有可能杂交形成红杉的时间和地点是中新世的美国西部特别是俄勒冈州或其附近（图1－3）。十分有趣而值得指出的是，由Florin的资料可见，就在这个时间和地点，即俄勒冈州及其附近地区的中新世地层中确实分布着大量的红杉属（*Sequoia*）化石，其中当然完全可能包括着红杉。这个现象也许不是偶然的，它可能正表明了笔者上述推论的准确性并给予有力的古植物学支持。以上是对红杉形成的时间、地点的第一个推测。

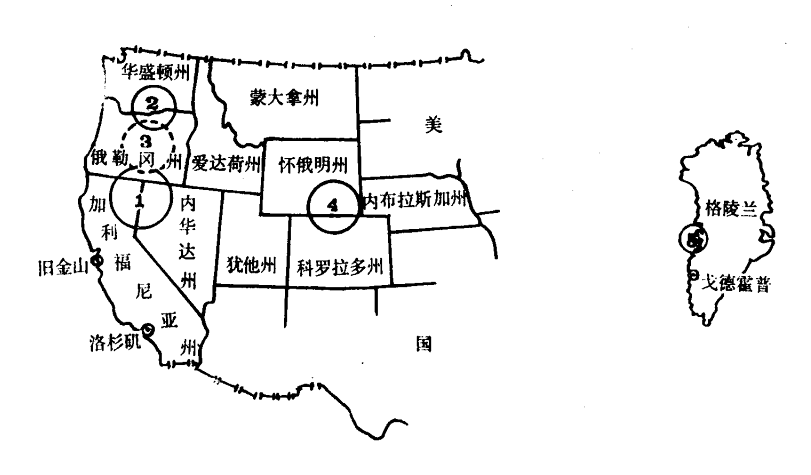


图1　北美红杉形成的可能的时间、地点示意图

1.巨杉属在中新世的分布地点；2.水杉属在中新世的分布地点；3.红杉在中新世的可能形成地点（Ⅰ）；4.‘巨杉属’、水杉属在晚白垩纪的分布地点和红杉的可能形成地点（Ⅱ）；5.‘巨杉属’、水杉属在古新世的分布地点和红杉的可能形成地点（Ⅲ）。

Fig. 1 The diagram of the probable formational years and localities of *Sequoia sempervirens*

1. Distributional locality of *Sequoiadendron* in Miocene; 2. Distributional locality of *Metasequoia* in Miocene; 3. Probable formational locality (Ⅰ) of *S. sempervirens* in Miocene; 4. Distributional localities of '*Sequoiadendron*' and *Metasequoia* in late Cretaceous and probable formationl locality (Ⅱ) of *S. sempervirens*; 5. Distributional lacalities of '*Sequoiadendron*' and *Metasequoia* in Paleocene and probable formational locality (Ⅲ) of *S. sempervirens*.

Florin[10]还提到，Grambast（1962）[11]发表的二个巨杉属化石是某些古植物学家认为与巨杉属甚为近缘的被置于红杉属的“*Sequoia*” *couttsiae* 和“*Sequoia*” *reichenbachii*，从Florin把它们与巨杉属化石放在一起的图（Fig. 29）中可见，前者存在于格陵兰岛西海岸的早白垩纪（early Cretaceous）、晚白垩纪（late Cretaceous）和

古新世（Paleocene），欧洲的晚白垩纪，美国东部的早、晚白垩纪和中部偏西（包括怀俄明州、科罗拉多州）的晚白垩纪地层，后者则仅见于欧洲早第三纪的古新世、始新世（Eocene）、渐新世（Oligocene）。这二种化石如果不是巨杉属的，至少也与该属甚为近缘，Florin 则倾向于认为它们属于巨杉属并把二者的化石分布标在巨杉属的同一图中。因此，这二个化石种也有作为红杉的一个巨杉属亲本种的可能性。假如由它们充当一个亲本，那末红杉又是在什么时间和地点杂交形成的呢？根据Florin 的资料，另一个亲本水杉属与它们同时、同地存在而有可能进行杂交的时间、地点是美国中部偏西（怀俄明州、科罗拉多州）的晚白垩纪地层（图 1－4）和格陵兰岛西海岸的古新世地层（图 1－5），这是笔者对红杉形成的时间、地点的另外二个推测。同样有趣的是在这些地点的有关地层里也都有红杉属化石的分布，给这二个推测以支持。

Miki & Hikita[12]发现上新世的红杉、水杉化石的气孔长度和表皮细胞大小与现代植物的极为相似并明确可分，因而认为它们和现存的红杉、水杉具有相同数目的染色体，从而推断$2n=66$的多倍体红杉至少在上新世就已形成。Delevoryas[13]也同意这个结论。尽管他们可能都不清楚红杉的同源异源多倍体杂种的本质及其亲本，但这个研究结果对于探索红杉杂交起源的时间和地点是很有参考价值的。笔者认为上述第 1 个推测的可能性最大，因为巨杉属亲本的化石是“正宗”的，推测的杂交时间中新世与 Miki 等认为红杉的最迟形成时间“上新世”也较接近。另外二个推测的可能性则较小，因为代表“巨杉”这个亲本的化石可能只是与巨杉属甚为近缘。另外，推测的杂交时间（晚白垩纪、古新世）与“上新世”的差距也较大，即有可能在晚白垩纪和古新世红杉还根本没有形成。当然，这二种推测的可能性也不能完全排除。顺便说一句，本文能够应用化石资料对红杉起源的时间和地点进行合乎逻辑的讨论，表明笔者[5, 8]对红杉亲本的探索得到古植物学的有力支持。

致谢　本文承蒙吴征镒教授审阅。

参　考　文　献

1　Lawson A A. *Ann Bot* 1904; 18: 1—28
2　Hirayoshi I, Nakamura Y. *Bot Zool* 1943; 2: 72—75
3　Yasui K. *Jpn J Genet* 1946; 21: 9—10
4　Stebbins G L. *Science* 1948; 108: 95—98
5　李林初．云南植物研究　1987; 9: 187—192
6　Saylor L C, Simmos H A. *Cytologia* 1970; 35: 294—303
7　Khoshoo T N. *Evolution* 1959; 13: 24—39
8　李林初．云南植物研究　1987; 9: 325—331
9　Stebbins G L. Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press, 1957
10　Florin R. *Acta Horti Berg* 1963; 20: 121—312
11　Grambast L. *Ann Paleont* 1962; 48: 83—162
12　Miki S, Hikita S. *Science* 1951; 112: 3—4
13　Delevoryas T. Polyploidy in gymnosperms. in "Polyploidy, Biological Relevance" (Lewis W H. ed.). New York: Plenum Press, 1980

CRITICAL NOTES ON THE ORIGINAL YEARS AND LOCALITY OF SEQUOIA SEMPERVIRENS

Li Linchu

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai)

Abstract The author[5, 8] infered that some two ancient species of *Metasequoia* and *Sequoiadendron*, whose direct descendants were probably *M. glyptostroboides* and *S. giganteum*, might be the parents of *Sequoia sempervirens*. According to the previous result and Florin's [10] paleobotany data, the present paper conjectured that the years and locality of hybridizational origin of autoallopolyploid (AAAABB) *S. sempervirens* might be in (1) Miocene, West America (take Oregon and its neighbourhood as the center) (Fig. 1-3); (2) Paleocene, the west coast of Greenland (Fig. 1-5); (3) late Cretaceous, Central-West America (including Wyoming, Colorado) (Fig. 1-4). The present author here considered that the possibility of the first conjecture was greater possible than the other two.

Key words *Sequoia sempervirens*; Autoallolyploid; Origin